Ökophysiologische Untersuchungen zur Temperatur- und Austrocknungsresistenz von Trichopterenlarven

Von ELISABETH LIBERT*

Mit 10 Abbildungen und 8 Tabellen

Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 14. Dezember 1972
durch das w. M. W. Kühnelt

A. Einleitung

Der Einfluß der Temperatur auf poikilotherme Organismen ist seit langem eingehend untersucht worden. Dabei wurde vor allem die ökologisch wichtige limitierende Wirkung des Faktors Temperatur beachtet, später verlegte sich der Schwerpunkt der Untersuchungen auch auf die durch Temperatureinflüsse hervorgerufenen Veränderungen im Organismus selbst und auf die Möglichkeiten desselben, sich extremen Temperatureinwirkungen anzupassen.

Gegenstand der vorliegenden Untersuchungen sind vor allem die Auswirkungen hoher Temperaturen auf den Organismus.

Bisher wurde keine allgemeingültige Regel für die Ursache tödlicher Hitzeauswirkung gegeben. Neuere Hitzetoduntersuchungen von BOWLER (1963) an *Astacus pallipes* und GRAINGER (1969) an *Arianta arbustorum* zeigten, daß eine Störung im internen Ionenungleichgewicht der primäre Grund für den Tod dieser Tiere war. Es ist anzunehmen, daß das fehlende Ionenungleichgewicht auf ein Versagen der zellulären Kationenpumpe zurückzuführen ist. Dies bewirkt eine neuromuskuläre Blockade, die eine unzureichende Versorgung des Gewebes mit Sauerstoff zur Folge hat.

Die Wichtigkeit der hohen Sommertemperaturen der Gewässer für die Verbreitung von Trichopterenlarven sowie die Tatsache, daß einzelne Arten in Tümpeln mit extrem hoher Sommerwassertemperatur gefunden werden, waren ausschlaggebend dafür, an

* Gegenwärtige Adresse: Dr. E. Libert, 4045 Linz/Dornach, Altenbergerstr. 5/24.

dieser Tiergruppe Untersuchungen über Hitzeresistenz und Hitzetod durchzuführen. Ökologisch interessant schien ein Vergleich von Still- und Fließwasserformen.

In der Folge sollen Coma- und Letaltemperatur untersucht werden, mit besonderer Berücksichtigung der jeweiligen Adaptationstemperatur. Weiters sollen temperaturbedingte Membranveränderungen und deren Auswirkungen auf die Na-K-Konzentration in der Haemolymphe sowie die Überlebensfähigkeit der Larven außerhalb des Wassers untersucht werden.

Herrn Prof. Dr. W. KÜHNELT danke ich für die Stellung des Themas, die Überlassung eines Arbeitsplatzes und für das Interesse und die Förderung, die er meiner Arbeit entgegenbrachte.

B. Material und Methode

Als Versuchstiere dienten die Larven von drei verschiedenen Trichopterenarten: *Agrypnia pagetana* aus pflanzenreichen stehenden Gewässern; *Limnophilus xanthodes*, die in ruhenden Gewässern gefunden wird, und *Hydropsyche angustipennis*, eine planktonfangende Fließwasserform.

Über die Herkunft der Tiere und das Datum der Aufsammlung gibt die folgende Tabelle I Auskunft:

Tab. I

	Herkunft	Datum
Agrypnia pagetana	Tümpel in Vösendorf	9. X. 1969 14. VII. 1970 6. X. 1970
Limnophilus xanthodes	Neusiedler See (Rust II—III)	12. IV. 1969 10. VI. 1969 29. VII. 1969 7. V. 1970
Hydropsyche angustipennis	Kalksburg (Liesing)	10. u. 20. VIII. 1969 2. X. 1969 5. X. 1970 12. XI. 1970

Die eingesammelten Tiere der Arten *Agrypnia pagetana* und *Limnophilus xanthodes* wurden in PVC-Becken (55 × 36 × 12 cm) gehalten. Der Boden der Becken wurde mit Sand, Schilfblättern und -stengeln bedeckt, weiters wurde *Utricularia* und *Stratiotes*

aloides als Substrat beigegeben, an dem sich die Larven festhalten konnten. Die Becken waren mit gut abgestandenem Leitungswasser gefüllt, das ständig durchlüftet wurde. 2- bis 3mal pro Woche wurden die Tiere gefüttert, vorwiegend mit gewaschenem Salat und Löwenzahnblättern, aber auch faschiertes Fleisch, Regenwurmstückchen und andere Fleischstücke wurden gern zusätzlich gefressen. Bei jeder Fütterung wurden die alten Futterreste entfernt und eventuell das Wasser erneuert. Da sich die Haltung von *Hydropsyche angustipennis* in Becken als nicht möglich erwies, wurde in einer Holzrinne ein künstlicher Bach mit geschlossenem Wasserkreislauf erzeugt. Der Boden der Rinne war mit Kies bedeckt, darauf kamen die größeren Steine, an denen *Hydropsyche* ihre Gespinste baute. Zusätzlich wurde verschiedenes Laub beigegeben (Buchen, Ulmen). Bachwasser wurde stets frisch aus der Liesing mitgebracht und dauernd durchlüftet. Trotzdem konnte *Hydropsyche* immer nur für kürzere Zeiträume im Labor gehalten werden.

Die Haltung der Tiere erfolgte bei zwei verschiedenen Temperaturen: bei einer Wassertemperatur von 11°C und bei einer Wassertemperatur von 24°C.

Für die Versuche wurde eine Adaptationszeit von jeweils einer Woche angenommen.

C. Bestimmung der Coma- und Letaltemperatur von Trichopterenlarven

Zu diesem Zwecke wurde eine Versuchskammer aus Plexiglas verwendet (Abb. 1). Die Kammer besitzt einen Durchmesser von 10 cm und ist 4 cm hoch.

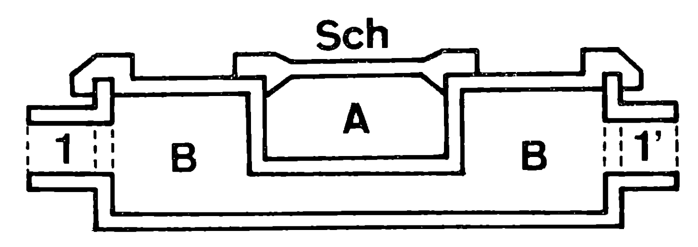


Abb. 1: Versuchskammer aus Plexiglas

A ..... Kammer, in die das Versuchstier gesetzt wurde
B .... Zirkulationsraum für Heiz- bzw. Kühlwasser
Sch Schraubdeckel der Versuchskammer
1 Einströmrohr } für Heiz- bzw. Kühlwasser
1′ Ausströmrohr } für Heiz- bzw. Kühlwasser

In der mit A bezeichneten Kammer, in die das Versuchstier gesetzt wurde, herrschte ein kontinuierlicher Wasserstrom; das Durchströmungswasser kam von einer Vorratsflasche mit dauernd gut durchlüftetem Wasser und wurde im Falle der Kühlphase direkt durch die Versuchskammer geführt, im Falle der Heizung vorher durch den Thermostaten geleitet. Ebenso konnte in die mit B bezeichnete Kammer das Wasser direkt von der Wasserleitung kommen (Kühlung) oder auch hier zuerst über den Thermostaten fließen (Heizung). Die Lenkung des Wasserstromes für Kühlung bzw. Heizung erfolgte mittels eines dafür konstruierten 9-Weg-Hahnes aus Plexiglas. Eine schematische Darstellung der gesamten Versuchsapparatur gibt die Abb. 2 wieder.

Die Temperatur konnte mittels einer am Kontrollthermometer des Thermostaten angebrachten Schraube von Grad zu Grad

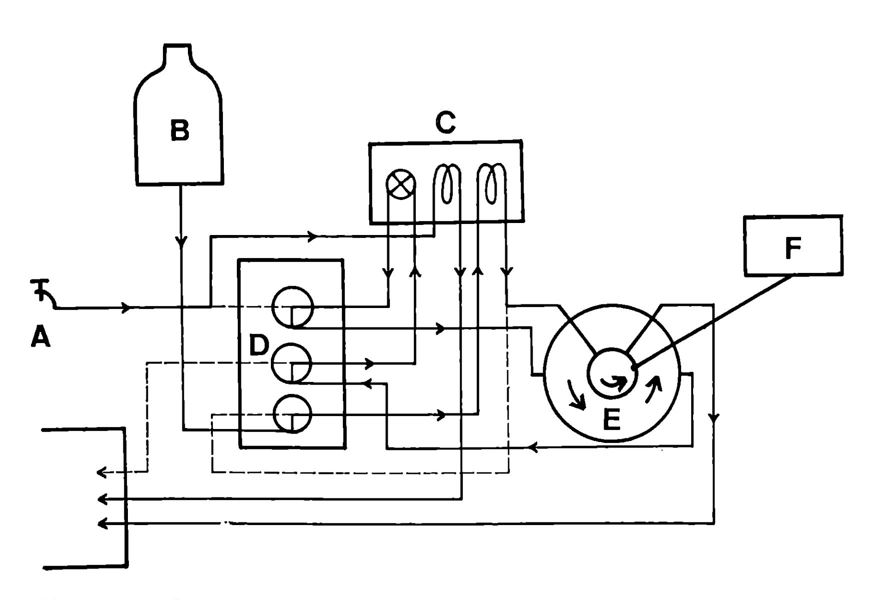


Abb. 2: Versuchsapparatur und Strömungsysstem

A	Anschluß an Wasserleitung
B .	Vorratsflasche mit Durchströmungswasser
C	Thermostat
D	9-Weg-Hahn
E . .	Versuchskammer
F	Widerstandsmeßgerät verbunden mit Thermofühler
————————	Heizung
	Kühlung

langsam erhöht werden (1°C/5 min.), und zwar von der Adaptationstemperatur aufwärts, um Schocks zu vermeiden. Die in der Versuchskammer herrschende Momentantemperatur wurde mit einem Thermofühler gemessen. Die Larven von *Agrypnia pagetana* und *Limnophilus xanthodes* wurden vor den Versuchen entköchert, da sonst keine Beobachtung möglich gewesen wäre. Dem Köcher kommt jedoch eine nicht zu unterschätzende Rolle bei der Atmung zu, besonders eine Stützfunktion bei den Ventilationsbewegungen der Tiere. Schon ABEL (1955) konnte bei der Beobachtung der Atembewegungen entköcherter Larven feststellen, daß sich die Tiere dabei „anstrengen", größere Schwingungen ausführen und ihre Bewegungen weniger gerichtet sind als bei normalen Larven. Der Köcher würde also eine Art Widerlager für die Ventilationsbewegungen vorstellen, wodurch eine konstante Amplitude der Schwingungen gegeben ist und zugleich eine allgemeine Stützung des Larvenkörpers. Es wurden den Tieren daher Ersatzköcher in Form kleiner Glasröhrchen mit einer Länge von 2—3 cm und einem Durchmesser von 0,4—0,5 cm geboten. Die Innenseite der Glasröhrchen wurde mit Ätztinte aufgerauht. Diese Ersatzköcher wurden von den Larven ohne weiteres angenommen und gestatteten eine genaue Beobachtung der Versuchstiere unter dem Stereomikroskop.

Nach jeweils einer Woche Adaptationszeit konnte mit den Versuchen begonnen werden. Es wurden stets Tiere im gleichen Entwicklungszustand und gleicher Größe verwendet; besonders wurde darauf geachtet, daß sich die Larven nicht gerade im Häutungszustand befanden, da dies ihre Resistenzfähigkeit stark gesenkt hätte. Außerdem mußten sich die Tiere in gutem Ernährungszustand befinden. SUKHANOVA (1965) konnte eine schrittweise Abnahme der Thermoresistenz bei Hunger feststellen.

Agrypnia und *Limnophilus* wurden vor den Versuchen mit dem stumpfen Ende einer Insektennadel vorsichtig aus ihren Köchern geschoben und mit einer Federpinzette in die Glasröhrchen gesetzt. Hier wurden sie so lange in Ruhe gelassen, bis sie sich an den neuen Köcher gewöhnt hatten und vollkommen normale Atembewegungen zeigten. *Hydropsyche* wurde mit der Federpinzette aus ihren Gespinsthöhlen genommen und sofort in die Versuchskammer gesetzt.

1. an 11°C adaptierte Tiere

Die Larven aller 3 Trichopterenarten waren bei einer Wassertemperatur von 11°C weit weniger aktiv als bei 24°C. Die Tiere

wurden in die Versuchskammer gesetzt, deren Wassertemperatur der Adaptationstemperatur (11°C) entsprach, dann wurde die Temperatur Grad um Grad erhöht. Bis zu einer Temperatur von etwa 28°C zeigten die Larven normale, intermittierende Ventilation, das heißt, Atemperioden wechselten ziemlich regelmäßig mit längeren Atempausen ab. Bei weiterer Temperaturerhöhung wurden die Frequenzen der Ventilationsbewegungen immer größer, bis die Atempausen bei etwa 33°C vollkommen verschwanden. Die heftigen Ventilationsbewegungen wurden bei Annäherung an die Comatemperatur immer unregelmäßiger und gingen in nur mehr zuckende Bewegungen über, die schließlich in der Hitzstarre ausklangen.

Als Einsetzen des Hitzecomas wurde die niedrigste Temperatur betrachtet, bei der die Larve nicht mehr auf Stiche mit der Insektennadel reagierte, aber beim Durchströmen von Kühlwasser meist sofort volle Aktivität wiedererlangte. Hatte sich die Larve nach dem Coma wieder erholt, wurde die Wassertemperatur in der Versuchskammer 1°C über die Comatemperatur gebracht, das Tier sofort wieder auf 20°C abgekühlt, nach Wiederaufnahme der Aktivität bis 2°C über die Comatemperatur erhitzt, wieder abgekühlt usw., bis schließlich der Punkt erreicht war, bei dem sich die Larve trotz sofortiger Abkühlung auch nach einer Stunde noch nicht erholt hatte. Dieser Punkt wurde als Letaltemperatur bezeichnet. Da die Möglichkeit bestand, daß die Resistenz der Versuchstiere durch das oftmalige Aufheizen und Wiederabkühlen geschwächt wurde, wurden zur Kontrolle einzelne Tiere oberhalb der Comatemperatur immer nur bis zu einer bestimmten Temperatur untersucht, und dabei zeigte sich, daß die Letaltemperaturen dieser nicht so strapazierten Tiere im gleichen Bereich lagen wie die in den üblichen Versuchsreihen gemessenen. In den vorliegenden Versuchen wurde also die jeweils momentane Wirkung der hohen Temperaturen beachtet. Es muß jedoch darauf hingewiesen werden, daß eine zeitlich längere Einwirkung hoher Temperaturen, die aber noch unter der hier angegebenen Letalgrenze liegen, ebenfalls zum Tod der Tiere führt. Dies zeigten Zwischenversuche, bei denen die Larven 3—5 Stunden bei der Comatemperatur gelassen wurden, was keines der Versuchstiere überlebte. Bei Temperaturen über 30°C schieden die Larven oral eine braune Flüssigkeit aus, die auch von Ahearn (1970) beobachtet wurde und nach seinen Untersuchungen chinoide Substanzen enthält.

Von den 3 Arten wurden jeweils 30 Tiere auf Coma- und Letaltemperatur untersucht.

Die Versuche ergaben, daß die Coma- und Letaltemperatur der Larven aus stehenden Gewässern höher liegt als von Tieren aus Fließwasser (Abb. 3). Diese Ergebnisse decken sich mit denen von WALSH (1948) aus Untersuchungen an Chironomidenlarven und WHITNEY (1939), der Ephemeridenlarven aus Teichen und Bächen untersuchte.

2. an 24° C adaptierte Tiere

Der Versuchsablauf gestaltete sich bei den warmadaptierten Larven ebenso wie bei den früher beschriebenen kaltadaptierten. Die Wassertemperatur in der Versuchskammer betrug hier bei Versuchsbeginn 24° C. Auch hier wurden von jeder Art 30 Tiere zur Bestimmung der Coma- und Letaltemperatur verwendet.

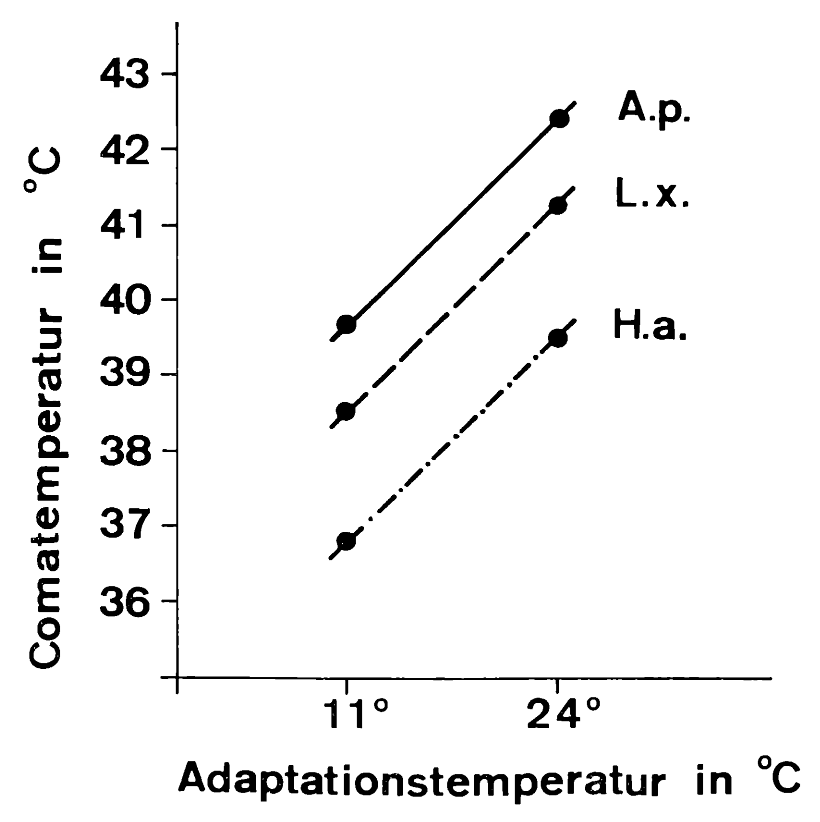


Abb. 3: Anstieg der Comatemperatur bei höherer Adaptationstemperatur

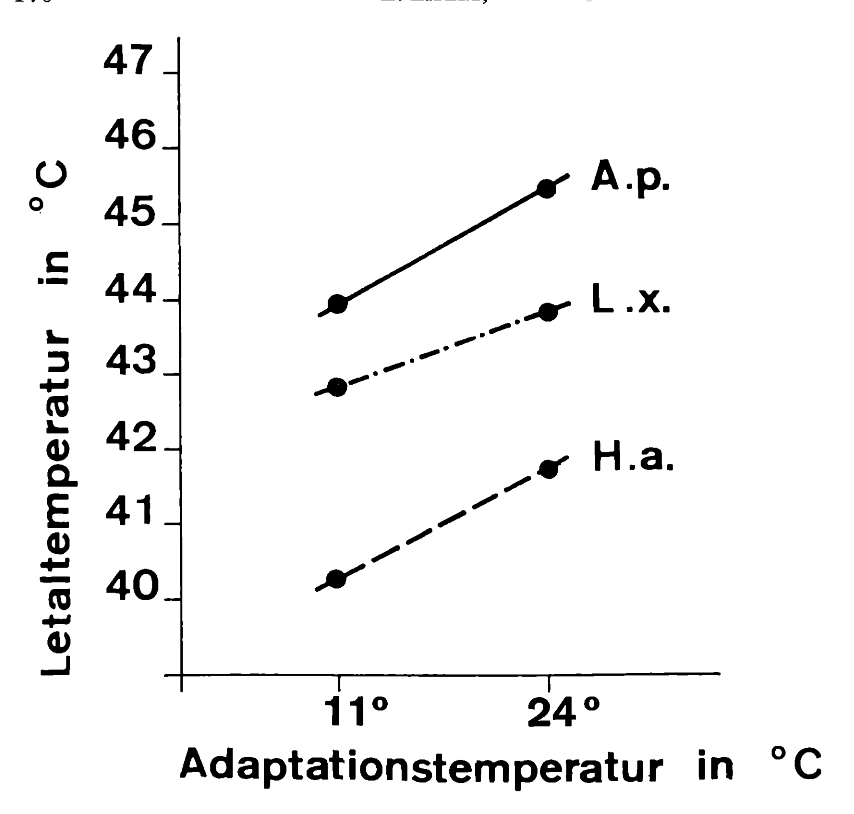


Abb. 4: Anstieg der Letaltemperatur bei steigender Adaptationstemperatur

Bei den warmadaptierten konnte man im Vergleich zu den kaltadaptierten Tieren eine deutliche Steigerung der Comatemperatur um etwa 3°C beobachten, der Anstieg der Letaltemperatur war hingegen geringer und betrug maximal 1,5°C. Die Abb. 3 und 4 veranschaulichen den Unterschied im Anstieg zwischen Coma- und Letaltemperatur von warmadaptierten Trichopterenlarven in einer graphischen Darstellung.

Die vergleichbaren Mittelwerte der Untersuchungen über Coma- und Letaltemperatur verschieden adaptierter Larven von 3 Trichopterenarten, *Agrypnia pagetana*, *Limnophilus xanthodes* und *Hydropsyche angustipennis*, gibt die folgende Tabelle II wieder.

Sowohl die bei verschiedener Adaptationstemperatur erhaltenen Coma- bzw. Letalwerte als auch die entsprechenden Werte

Tab. II: Coma- und Letaltemperatur der 3 untersuchten Arten in Abhängigkeit von der Adaptationstemperatur. Mittelwerte ±Standardabweichung (Anzahl der Versuchstiere).

	Mittlere Comatemperatur		Mittlere Letaltemperatur	
	11°C	24°C	11°C	24°C
Agrypnia pagetana	39,8 ±0,4(30)	42,7 ±0,5(30)	43,7 ±0,5(30)	45,2 ±0,4(30)
Limnophilus xanthodes	38,6 ±0,5(30)	41,6 ±0,5(30)	42,6 ±0,5(30)	43,6 ±0,5(30)
Hydropsyche angustipennis	36,7 ±0,4(30)	39,7 ±0,5(30)	40,2 ±0,4(30)	41,8 ±0,4(30)

je zweier Arten sind unter dem 0,1%-Niveau signifikant verschieden.

Die Adaptationsfähigkeit der untersuchten Trichopterenlarven ist gleich groß, doch wird eine genaue Abstufung in der Fähigkeit, hohe Temperaturen zu ertragen, deutlich.

Agrypnia pagetana aus einem Tümpel, dessen Wassertemperatur im Sommer bis zu 28°C und darüber betragen kann, zeigt die höchsten Coma- und Letaltemperaturen. Die Werte von *Limnophilus xanthodes* liegen kaum niedriger. Die im Fließwasser lebende *Hydropsyche angustipennis* ist hingegen auch im Sommer nie extrem hohen Temperaturen ausgesetzt, daher in den Versuchen auch die relativ niedrigen Coma- und Letalwerte. Bei den untersuchten Trichopterenlarven ist der Unterschied zwischen Coma- und Letaltemperatur im Verhältnis zu anderen Tierarten relativ gering. So fand SANDISON (1967) nach Untersuchungen von Schnecken aus der Gezeitenzone bei diesen Tieren eine Differenz von 10°C zwischen Coma- und Letaltemperatur. Er nimmt die Comatemperatur als möglichen Zonierungsfaktor an. Es dürfte allgemein gültig sein, daß weniger die Letaltemperatur als vielmehr die Comatemperatur für die ökologische Verbreitung ausschlaggebend ist.

D. Bestimmung des Na/K-Verhältnisses in der Haemolymphe von Trichopterenlarven und Veränderungen desselben bei Coma- und Letaltemperatur

Als Untersuchungsobjekte für die Na/K-Bestimmungen dienten wieder die Larven von *Agrypnia pagetana*, *Limnophilus xanthodes* und *Hydropsyche angustipennis*. Die Haltung der Tiere erfolgte bei einer Temperatur von 12°C.

Zur Bestimmung der Na- und K-Konzentration in der Haemolymphe diente ein EEL-Flammenfotometer. Mittels LAB-TROL (von DADE®), einem flüssigen Kontrollserum, das Bestandteile des menschlichen Blutes in bekannter Konzentration enthält, wurde für das Fotometer eine Eichkurve für Na und eine für K hergestellt.

Die Haemolymphe der Trichopterenlarven wurde gewonnen, indem ich die Larven entköcherte und kurz mit Filterpapier abtrocknete. Dann wurden die Tiere mit einer Insektennadel dorsal angestochen und die hervorquellende Haemolymphe mit einer Schmelzpunktkapillare aufgefangen. Die Kapillare wurde in ein kleines Gefäß ausgeblasen und der Haemolymphetropfen nun mit einer Mikropipette aufgesaugt. Dieser Zwischenschritt erwies sich als notwendig, da es sich bei Vorversuchen herausgestellt hatte, daß es nicht möglich ist, die Haemolymphe von der Larve direkt mit einer Mikropipette aufzusaugen. Die erhaltene Menge an Haemolymphe betrug meist zwischen 3 und 8 μl; sie wurde in ein Versuchsgefäß des Flammenfotometers gebracht und mit deionisiertem Wasser im Verhältnis 1:400 verdünnt. Diese Probe wurde dann fotometriert. Für den jeweils für Na bzw. K abgelesenen Fotometerwert wurde in der Eichkurve der Wert in mg/ml abgelesen. Mit der Formel $x = \frac{(A + B) . a}{A}$ wurde der Wert in mg/ml für die Haemolymphe errechnet; dabei ist A die erhaltene Menge an Haemolymphe in μl, B die zur Verdünnung beigegebene Menge von deionisiertem Wasser und a der in der Eichkurve ablesbare Wert von mg/ml. Der erhaltene Wert wurde in mM/l umgerechnet.

Es wurden zuerst von je 25 Larven jeder Art Kontrollwerte für die K- bzw. Na-Konzentration in der Haemolymphe bestimmt. Es zeigte sich, daß die Haemolymphe der Trichopterenlarven einen bedeutend höheren Na- als K-Wert besitzt. Die untersuchten Tiere befanden sich alle im gleichen Entwicklungszustand, da sich, wie schon TOBIAS (1948) an *Bombyx mori*, NAOUMOFF und JEUNIAUX (1970) an verschiedenen Entwicklungsstadien von Lepidopteren und NAOUMOFF, BEAUJOT und JEUNIAUX (1970) an verschieden alten Trichopterenlarven feststellen konnten, das Na/K-Verhältnis im Laufe der Entwicklung entscheidend verändert. Ich verwendete für meine Untersuchungen Larven eines mittleren Häutungsstadiums.

Aus der Aufsammlung vom 7. 5. 1970 wurde eine Nebenversuchsreihe von 10 Tieren gemacht. Es handelte sich dabei um Larven von *Limnophilus xanthodes*, die sich schon knapp vor der Verpuppung befanden. Es zeigte sich, daß der Na-Gehalt der

Haemolymphe stark abnimmt, der K-Gehalt steigt. Diese Beobachtungen wurden auch von TOBIAS (1948) an *Bombyx mori* gemacht.

In der Folge wurden Versuchsserien an je 25 Tieren durchgeführt, wobei K- und Na-Wert erst nach eingetretenem Hitzecoma gemessen wurde. Dabei zeigte sich, daß bei der Comatemperatur eine entscheidende Veränderung im Na/K-Verhältnis der Haemolymphe vor sich geht. Der Na-Wert wird niedriger, während im K-Wert eine Erhöhung auftritt.

Die Änderungen im Ionengleichgewicht erfolgten, wie die Versuche zeigten, exakt bei der Comatemperatur. Kontrollversuche, die jeweils auch knapp unterhalb der Comatemperatur durchgeführt wurden, ließen noch keine Änderung des Na/K-Verhältnisses in der Haemolymphe erkennen. Die Versuchstiere wurden schließlich bis zur Letaltemperatur gebracht und die Na- und K-Konzentration nach Eintreten des Hitzetodes wieder bestimmt.

Einzelne Messungen des Na/K-Gehaltes zwischen Coma- und Letaltemperatur zeigten sich nur von geringer Bedeutung. Es ließ sich eine stete, starke Abnahme des Na-Gehaltes und ein fortlaufend leichtes Ansteigen des K-Gehaltes feststellen. Reihen von Messungen wurden erst wieder nach Eintreten des Hitzetodes durchgeführt, und zwar von jeder der 3 Arten je 25.

Die folgende Tabelle III soll Ergebnisse der Na/K-Untersuchungen zusammenfassen und so eine bessere Vergleichsmöglichkeit der einzelnen Werte bieten.

Das Na/K-Verhältnis der Haemolymphe von Trichopterenlarven unterscheidet sich bei den hitzetoten Tieren signifikant

Tab. III: K, Na und Na/K in der Haemolymphe der 3 untersuchten Arten. NT=Haltungstemperatur, CT=Comatemperatur, LT=Letaltemperatur. Mittelwerte ±Standardabweichung (Anzahl der Versuchstiere). Zur statistischen Absicherung der Ergebnisse wurde der t-Test nach WEBER (1967) angewendet.

		mM K/l	p	mM Na/l	p	Na/K	p
Agrypnia	NT	4,1 ±0,1(25)	<0,001	52,3 ±0,8(25)	<0,001	12,75 ±0,5	<0,001
pagetana	CT	4,5 ±0,2(25)	<0,001	39,6 ±0,3(25)	<0,001	8,87 ±0,3	<0,001
	LT	5,8 ±0,1(25)		30,0 ±0,1(25)		5,17 ±0,1	
Limnophilus	NT	4,6 ±0,3(25)	<0,001	94,9 ±2,1(25)	<0,001	20,78 ±1,4	<0,001
xanthodes	CT	5,2 ±0,1(25)	<0,001	72,5 ±0,2(25)	<0,001	13,85 ±0,4	<0,001
	LT	6,3 ±0,1(25)		41,9 ±0,1(25)		6,6 ±0,1	
Hydropsyche	NT	3,6 ±0,2(25)	<0,001	54,4 ±0,2(25)	<0,001	15,24 ±0,8	<0,001
angusti-	CT	4,2 ±0,1(25)	<0,001	40,5 ±0,1(25)	<0,001	9,68 ±0,3	<0,001
pennis	LT	6,7 ±0,2(25)		27,2 ±0,2(25)		4,05 ±0,1	

von dem der nicht durch Hitzeeinwirkung gestörten Larven. BOWLER (1963) und GRAINGER (1969) konnten bei ihren Versuchstieren nach dem Hitzetod die gleichen Veränderungen im Na/K-Verhältnis feststellen. Die beiden Autoren hatten jedoch keine Untersuchungen angestellt, die noch vor dem Hitzetod der Versuchstiere durchgeführt wurden.

An den hier untersuchten Trichopterenlarven konnte mit Einsetzen des Hitzecomas eine erste Veränderung im Na/K-Verhältnis in der Haemolymphe festgestellt werden. Es setzte ein starkes Absinken der Na-Konzentration, dagegen aber ein kaum merkliches Ansteigen der K-Konzentration ein. Bis zum Hitzetod der Tiere sank der Na-Gehalt kontinuierlich ab, der Anstieg der K-Konzentration war hingegen nur ein leichter. Die Comatemperatur dürfte also diejenige Temperatur sein, die für das Versagen der Kationen-Pumpe maßgebend ist. Die bei der Comatemperatur eintretende Hitzestarre der Tiere dürfte auf die durch Versagen der Na-Pumpe bedingte, neuromuskuläre Blockade zurückzuführen sein, die vorerst noch reversibel ist, schließlich aber zum Tod der Tiere führt.

E. Untersuchungen zur Austrocknungsresistenz kalt- und warmadaptierter Trichopterenlarven

Im Anschluß an die in den beiden vorhergegangenen Kapiteln behandelten Wirkungen von Hitze auf kalt- und warmadaptierte Trichopterenlarven soll in diesem Kapitel die Resistenz der Tiere gegenüber Austrocknung untersucht werden.

Andauernde Hitze führt im Sommer zu weitgehender Austrocknung der Gewässer. Weniger von Austrocknung bedroht sind Fließgewässer, besonders davon betroffen natürlich kleine Tümpel und die Randzonen größerer stehender Gewässer. Ich konnte auf tatsächlich ausgetrocknetem Boden keine Trichopterenlarven finden, doch besteht die Möglichkeit, daß sie zuweilen am Rande austrocknender Gewässer auf noch feuchtem Boden gefunden worden sind.

Als Versuchstiere dienten wieder die Larven von *Agrypnia pagetana*, *Limnophilus xanthodes* und *Hydropsyche angustipennis*. Die Haltungstemperaturen betrugen 11° und 24° C, die Adaptationszeit vor den Versuchen jeweils eine Woche. Es wurde der stündliche Wasserverlust der Tiere bei verschiedenen Luftfeuchtigkeiten untersucht, und zwar bei relativen Luftfeuchtigkeiten von 100%, 92%, 76% und 55%. Diese relativen Luftfeuchtigkeiten

wurden nach Tabellen von WINSTON und BATES (1960) aus gesättigten Lösungen von $Na_2CO_3 . 10\,H_2O$ (92%), NaCl (76%) und Ca $(NO_3)_2 . 4\,H_2O$ (55%) erhalten. Um eine relative Luftfeuchtigkeit von 100% zu erhalten, wurde destilliertes Wasser verwendet. Die gesättigten Lösungen bzw. das destillierte Wasser wurden in Überwurfschalen gefüllt, so daß der Boden der Schalen gut 2 cm hoch bedeckt war. In diese Schalen wurden kleine Käfige mit den Tieren hineingehängt und oben mit einer Glasplatte abgedeckt. Die runden Versuchskäfige hatten eine Seitenwand aus Plexiglas, den Boden bildete ein Gazegitter. Nach oben zu waren sie offen, was das Abdecken mit einer Glasplatte nötig machte.

Die Versuche wurden in der Weise angesetzt, daß die Tiere bei ihrer jeweiligen Adaptationstemperatur ausgetrocknet wurden, also die warmadaptierten Larven bei höheren Temperaturen, die kaltadaptierten stets bei 11°C. Bei *Agrypnia pagetana* wurden zusätzlich „kreuzweise" Austrocknungsversuche durchgeführt, d. h. die kaltadaptierten Larven wurden in hohen Temperaturen ausgetrocknet, die warmadaptierten in tieferen Temperaturen. Der stündliche Wasserverlust wurde bestimmt und in % des Körpergewichts angegeben.

Es war anzunehmen, daß bei den verschiedenen Temperaturen in der Wasserabgabe eine Adaptation erfolgt. Zu untersuchen blieb, nach welcher der fünf, von PRECHT (1948) aufgestellten Adaptationstypen sie erfolgen würde.

1. *Agrypnia pagetana*

Die Larven wurden vor den Versuchen entköchert und ihr Körpergewicht bestimmt. Das Entköchern war notwendig, da die Tiere während des Versuches teils aus dem Köcher schlüpften, dann wieder hineinkrochen und so keine gleichbleibenden Bedingungen gegeben waren.

Kaltadaptierte *Agrypnia pagetana*, die in einem Zwischenversuch mit Köcher über 24 Stunden bei 11°C ausgetrocknet wurden, wurden zu Versuchsende tot außerhalb ihrer Köcher gefunden, nur das 100% relativer Luftfeuchtigkeit ausgesetzte Tier saß in seinem Köcher und war noch am Leben.

1.1 *Agrypnia pagetana*, an 24°C adaptiert

Die Tiere wurden entköchert, das Körpergewicht der Larven bestimmt und je 4 Tiere bei einer Temperatur von 24°C einer relativen Luftfeuchtigkeit von 100, 92, 76 und 55% ausgesetzt. Die Versuche erstreckten sich über 7 Stunden. Stündlich wurden die Tiere gewogen und der Gewichtsverlust der Larven bestimmt.

Die dafür erstellten Kurven zeigen einen mehr oder minder gleichmäßigen Verlauf (Abb. 5).

Die Larven ertrugen Wasserverluste bis zu 58% des Körpergewichtes. Generell kann angenommen werden, daß ein Verlust von rund 50% des Körpergewichtes durch Wasserabgabe den Tod der Tiere bedeutet. Die Wasserabgabe bei lebenden und toten Tieren war annähernd gleich, hörte jedoch schließlich auf, wenn das Gewicht der Larven auf ca. 10% des Anfangsgewichts gesunken war.

1.2 *Agrypnia pagetana,* an 11°C adaptiert

Die Austrocknungsversuche erfolgten bei einer Temperatur von 11°C. Für die Dauer von 7 Stunden wurden jeweils 7 Larven auch hier wieder 100, 92, 76 und 55% relativer Luftfeuchtigkeit ausgesetzt.

Aus den in den Versuchen erhaltenen Werten für den stündlichen Wasserverlust der Tiere wurden Mittelwertskurven für

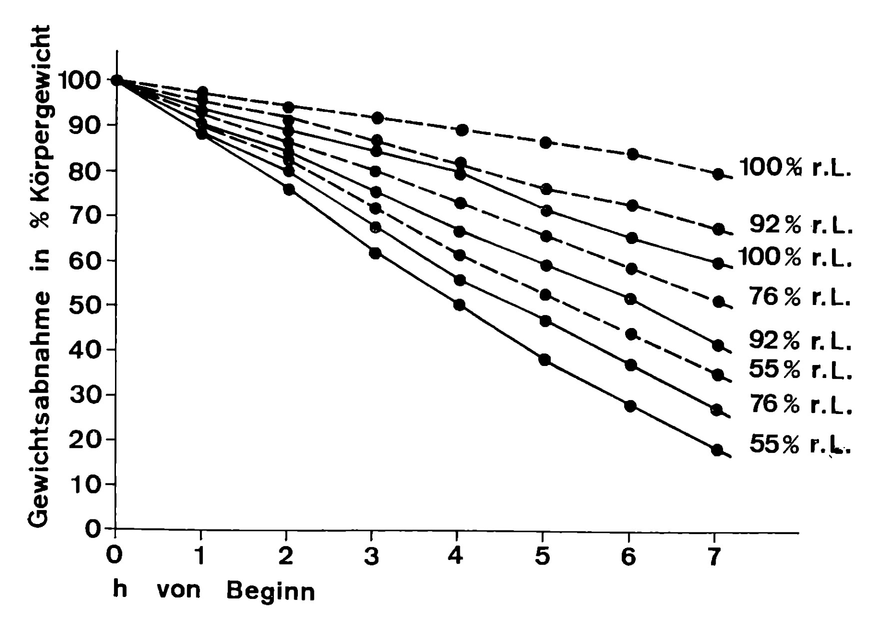


Abb. 5: Mittelwertskurven für den stündlichen Wasserverlust
- - - - - *Agrypnia pagetana,* an 11° adaptiert
——— *Agrypnia pagetana,* an 24° adaptiert

die einzelnen Luftfeuchtigkeiten sowohl von kalt- als auch von warmadaptierten Larven erstellt und in Abb. 5 miteinander verglichen.

Daraus wird einerseits ersichtlich, daß mit sinkender Luftfeuchtigkeit der stündliche Wasserverlust zunimmt, aber auch, daß die bei 11°C gehaltenen und 11°C ausgetrockneten Larven weniger Wasser verlieren als die 24°-Tiere.

2. *Limnophilus xanthodes*

Die Versuchsanordnung war die gleiche wie bei *Agrypnia pagetana*. Die Austrocknungsversuche erfolgten mit entköcherten Larven. Wieder handelte es sich um 2 Gruppen von Versuchstieren, kalt- und warmadaptierten, die bei einer ihrer jeweiligen Adaptationstemperatur entsprechenden Temperatur ausgetrocknet wurden. Auch bei *Limnophilus xanthodes* erwies sich eine Wasserabgabe, die über 50% des Anfangskörpergewichts betrug, als letal.

2.1. *Limnophilus xanthodes*, an 11°C adaptiert

Die Austrocknungsversuche erfolgten im Kaltraum bei einer Temperatur von 11°C.

2.2. *Limnophilus xanthodes*, an 28°C adaptiert

Die warmadaptierten Tiere wurden während der Sommermonate im Aquariengang bei einer Temperatur von 28°C gehalten. Bei dieser recht hohen Temperatur erfolgten auch die Austrocknungsversuche.

Die folgende Abb. 6 soll wieder den Unterschied in der Wasserabgabe von kalt- und warmadaptierten Larven deutlich machen.

Der Unterschied im Wasserverlust von kalt- und warmadaptierten Tieren ist hier erheblich größer als zwischen kalt- und warmadaptierten Larven von *Agrypnia pagetana*. Der Grund hiefür liegt darin, daß die Larven beider Arten zwar bei einer unteren Temperatur von 11°C ausgetrocknet wurden, die Austrocknung der warmadaptierten Larven von *Limnophilus xanthodes* jedoch bei 28°C erfolgte, die der warmadaptierten *Agrypina*-Larven schon bei 24°C. Diese Steigerung der Temperatur um nur 4°C hat bereits einen deutlich sichtbaren Anstieg im Wasserverlust zur Folge.

Beweise für ein plötzliches Ansteigen des Wasserverlustes bei der sogenannten „kritischen" Temperatur waren aus diesen Versuchen nicht zu ersehen, zu diesem Zwecke wäre die Durchführung der Austrocknungsversuche in einer geschlossenen Temperaturreihe notwendig gewesen.

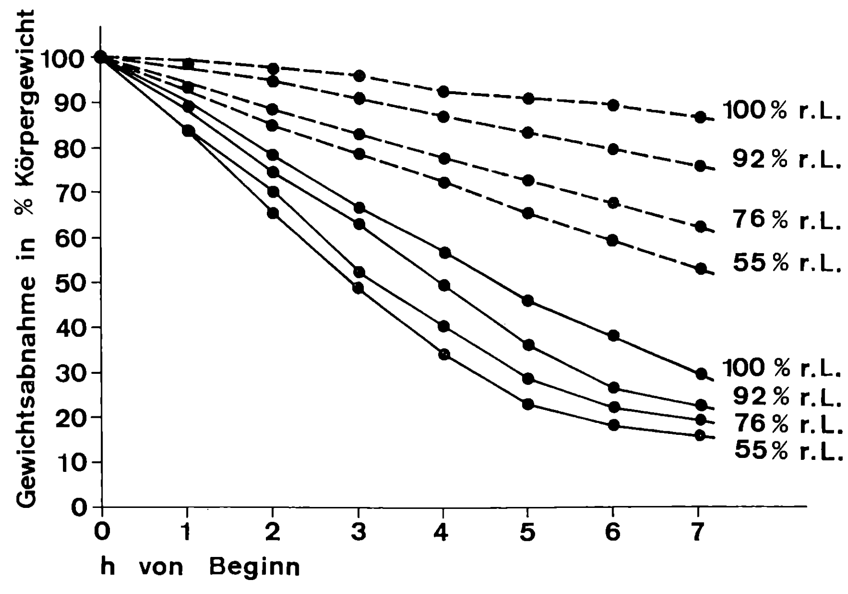


Abb. 6: Mittelwertskurven für den stündlichen Wasserverlust
- - - - - - - *Limnophilus xanthodes* an, 11° adaptiert
——————— *Limnophilus xanthodes* an, 28° adaptiert

3. *Hydropsyche angustipennis*

Kalt- und warmadaptierte Larven wurden jeweils bei ihrer Adaptationstemperatur ausgetrocknet. Durch 7 Stunden hindurch wurde der stündliche Wasserverlust von 7 Larven bei den bereits früher beschriebenen vier verschiedenen Luftfeuchtigkeiten bestimmt. Die Letalgrenze dieser Larven lag bei einem Wasserverlust von 40% des Anfangsgewichtes.

3.1. *Hydropsyche angustipennis*, an 11°C adaptiert

Die Austrocknungsversuche erfolgten bei der üblichen Temperatur von 11°C.

3.2. *Hydropsyche angustipennis*, an 20°C adaptiert

Die Haltung und die Austrocknungsversuche der warmadaptierten Larven erfolgten hier bei einer Temperatur von 20°C, also bei einer tieferen, als sonst als „warmadaptiert" galt.

War der Unterschied zwischen kalt- und warmadaptierten Larven von *Limnophilus* hinsichtlich des Wasserverlustes extrem

groß, so ist er bei den *Hydropsyche*-Larven relativ gering; die folgende Abb. 7 macht dies deutlich.

Wurde in den bisherigen Versuchen vor allem der Unterschied im Wasserverlust kalt- und warmadaptierter Larven der einzelnen Arten beachtet, so soll nun ein Vergleich der erhaltenen Ergebnisse zwischen den drei untersuchten Arten erfolgen. Zu diesem Zweck schien es am günstigsten, die Mittelwerte des stündlichen Wasserverlustes den einzelnen Luftfeuchtigkeiten gegenüberzustellen. Auf diese Weise ergaben sich, wie die folgende Abb. 8 zeigt, gut vergleichbare Kurven für jede der 3 Arten bei verschiedener Adaptationstemperatur und den Luftfeuchtigkeiten von 100, 92, 76 und 55%.

Die 11°-Kurven aller 3 Arten liegen ziemlich dicht beisammen, in aufsteigender Reihe folgt zuerst die 20°-Kurve von *Hydropsyche*, dann die 24°-Kurve von *Agrypnia* und schließlich die extrem hohe 28°-Kurve von *Limnophilus*. Diese Reihung könnte ein Beweis für das kontinuierliche Ansteigen des Wasserverlustes mit steigender Temperatur sein; da die Larven der 3 Arten jedoch nicht bei einheitlich gleich hohen Temperaturen ausgetrocknet wurden, könnten auch artliche Unterschiede eine Rolle spielen.

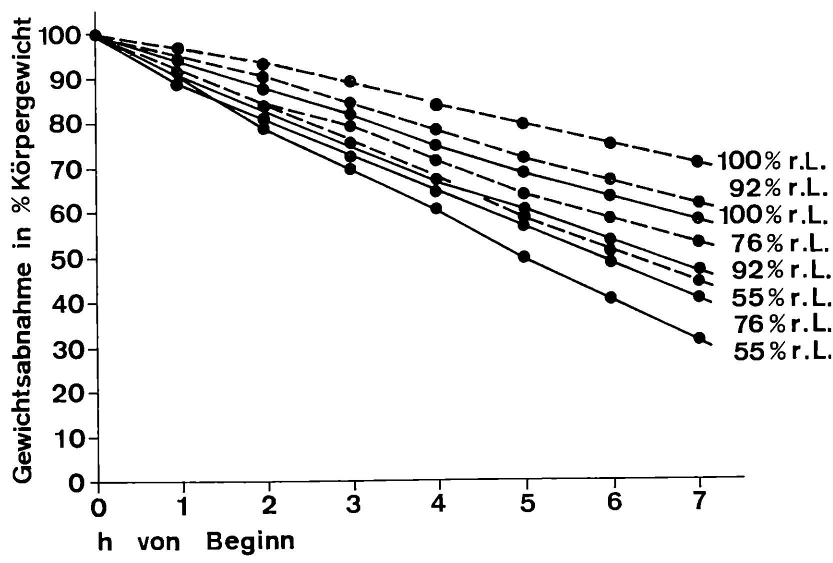


Abb. 7: Mittelwertskurven für den stündlichen Wasserverlust
- - - - - *Hydropsyche angustipennis*, 11° adaptiert
——— *Hydropsyche angustipennis*, 20° adaptiert

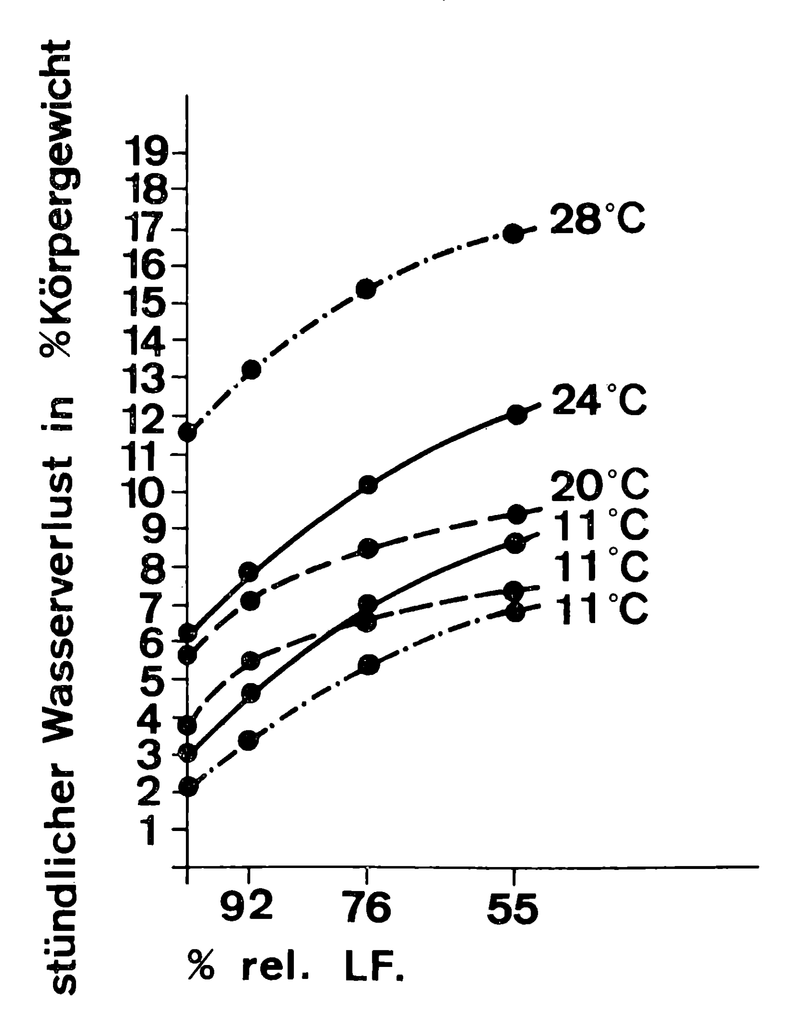


Abb. 8: Abhängigkeit des Wasserverlustes von der Luftfeuchtigkeit
——————— *Agrypnia pagetana*
·—·—·—·—· *Limnophilus xanthodes*
Hydropsyche angustipennis

Bei einem Vergleich der 3 untersuchten Arten hinsichtlich ihrer Wasserabgabe bei verschiedenen Luftfeuchtigkeiten von 100, 92, 76 und 55% und der gleichen Temperatur von 11°C

wird zwischen den Arten kein signifikanter Unterschied in der Geschwindigkeit ihres Wasserverlustes sichtbar. Die Fähigkeit, Austrocknung zu ertragen, kann also bei den Larven von *Agrypnia pagetana*, *Limnophilus xanthodes* und *Hydropsyche angustipennis* als gleich groß bezeichnet werden.

In den bisherigen Austrocknungsversuchen wurden die Tiere stets bei ihrer jeweiligen Adaptationstemperatur untersucht. Eine weitere Versuchsreihe an *Agrypnia pagetana* sollte zeigen, welche Änderungen in der Größe des stündlichen Wasserverlustes auftreten, wenn man warmadaptierte Larven (24°C) bei 11°C und kaltadaptierte Larven (11°C) bei 24°C austrocknet. Die Versuchsanordnung blieb die gleiche, jeweils 7 Tiere wurden für 7 Stunden 100, 92, 76 und 55% relativer Luftfeuchtigkeit ausgesetzt und stündlich gewogen.

Eine graphische Darstellung der erhaltenen Mittelwertskurven gibt Abb. 9 wieder.

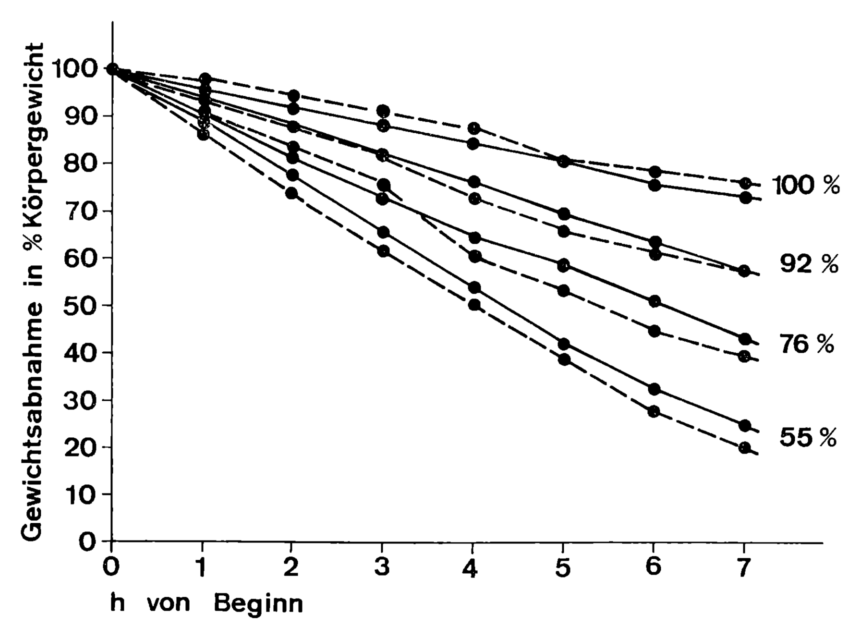


Abb. 9: Mittelwertskurven für den stündlichen Wasserverlust
- - - - - *Agrypnia pagetana*, 11° → 24°
——— *Agrypnia pagetana*, 24° → 11°
Nähere Erläuterungen siehe Text

Bei Betrachtung der Mittelwertskurven für die „gekreuzten“ Austrocknungsversuche zeigte sich, daß die Kurven für die an 11° C adaptierten und bei 24° C ausgetrockneten Larven beinahe identisch sind mit denen der 24° C adaptierten und bei an 11° C ausgetrockneten Larven.

Die ganze Serie der Austrocknungsversuche läßt deutlich werden, daß es zu einer Adaptation in der Wasserabgabe kommt. Die Art dieser Adaptation soll nun an Hand von Prechts Schema für die einzelnen Typen der Adaptation untersucht werden. Zu diesem Zweck erscheint es am günstigsten, die Reihe der für *Agrypnia* in der Temperaturfolge erhaltenen Mittelwertskurven zu vergleichen (Abb. 10).

Die Tiere wurden zuerst bei einer niedrigen Adaptationstemperatur (11° C) gehalten und der Wert für die Austrocknung bei dieser Temperatur gemessen (I). Wurden diese an 11° C adaptierten Tiere nun bei einer Temperatur von 24° C ausgetrocknet, ergab sich die Kurve II, die oberhalb der 11° C-Kurve liegt.

Werden die Larven nun längere Zeit bei 24° C gehalten und der Austrocknungswert bei dieser Temperatur bestimmt, so liegt die Kurve der erhaltenen Werte noch höher (III). Werden nun die an 24° C adaptierten Larven bei einer Temperatur von 11° C ausgetrocknet, sinkt der Wert wieder auf dasselbe Niveau zurück, das die Kurve zeigte, die für die an 11° C adaptierten und bei 24° C ausgetrockneten Tiere erstellt wurde (IV).

Es haben sowohl bei längerer Haltung bei einer bestimmten Temperatur als auch bei kurzfristigem Steigern oder Senken der Versuchstemperatur Regulationsvorgänge stattgefunden. Wenn man die oben angegebene Reihung der einzelnen Kurven betrachtet, ergibt sich deutlich das für den Adaptationstyp Nr. 5 nach Precht (1948) charakteristische Schema einer Adaptation.

All diese verschiedenen Austrocknungsversuche an Trichopterenlarven sollten zeigen, wie weit die Fähigkeit dieser Tiere geht, Austrocknung zu ertragen. Die Ergebnisse lassen erkennen, daß die Larven die Möglichkeit haben, kurzfristig außerhalb des Wassers, jedoch in sehr feuchtem Milieu, zu überleben. Der momentane Wasserverlust der Larven kann maximal 58% des Anfangsgewichts betragen und noch reversibel sein. Herberth (1965) fand bei Austrocknungsversuchen an *Agriotes* sp., daß diese Tiere nach Gewichtsverlusten von 41% noch weiterleben können. Die Fähigkeit der 3 Trichopterenlarven-Arten, Austrocknung zu ertragen, ist also relativ hoch und es konnten zwischen den einzelnen Arten keine signifikanten Unterschiede in der Austrocknungstoleranz gefunden werden.

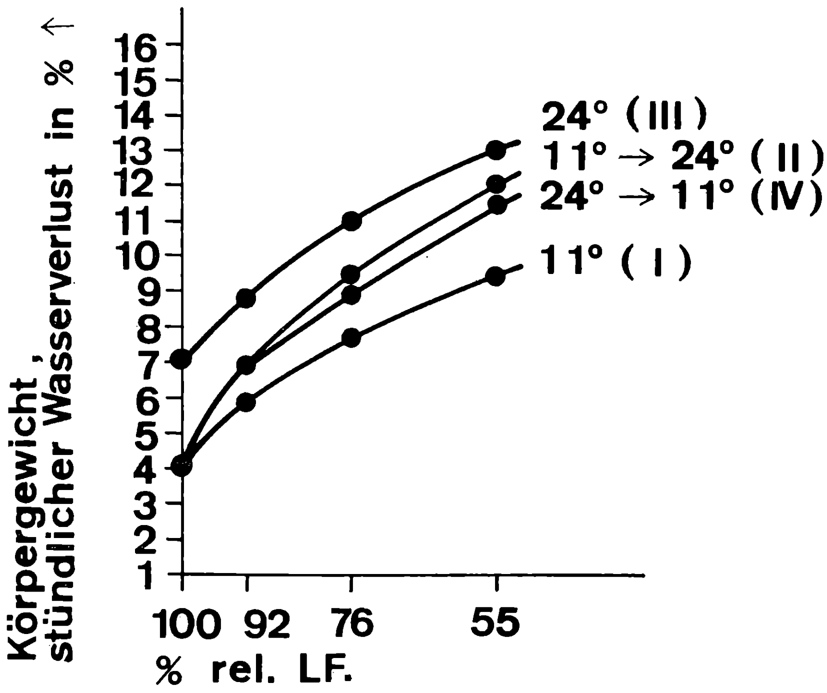


Abb. 10: Vergleich aller Mittelwertskurven des stündlichen Wasserverlustes *Agrypnia pagetana*

F. Diskussion

Aus den angeführten Untersuchungen und Ergebnissen geht deutlich hervor, daß die Hitzeresistenz von Trichopterenlarven aus stehenden Gewässern größer ist als die an Larven aus Fließgewässern beobachtete. Frühere Arbeiten von WHITNEY (1939) und WALSH (1948) an Ephemeriden- bzw. Chironomidenlarven weisen Ergebnisse auf, die ebenfalls in diese Richtung deuten. Diesem Ergebnis kommt ökologische Bedeutung zu, da die Wassertemperatur von Bächen, in denen die Larven von *Hydropsyche angustipennis* gesammelt wurden, nie so hohe Werte während der Sommermonate erreichen wie stehende Gewässer, speziell so kleine Tümpel wie jener, in dem *Agrypnia pagetana* gefunden wurde, die auch die größte Hitzeresistenz aufwies. Bei den 3 untersuchten Arten *Agrypnia pagetana, Limnophilus xanthodes* und *Hydropsyche*

angustipennis konnte der von Christophersen & Precht (1952d) aufgestellte Begriff der Resistenzadaptation deutlich gemacht werden. Bei allen 3 Arten konnten Coma- und Letaltemperatur der Larven durch eine höhere Adaptationstemperatur gesteigert werden. Nach Prosser (1962) erfolgt in den ersten 12 Stunden rasche Adaptation und ist bei den meisten aquatischen Insekten innerhalb weniger Tage vollständig. Für die untersuchten Trichopterenlarven war eine Woche Adaptationszeit ausreichend. Die Steigerung wurde vor allem bei der Comatemperatur sichtbar, sie stieg um etwa 3° C, der Anstieg der Letaltemperatur war geringer und betrug maximal 1,5° C. Die Adaptationsfähigkeit war bei den 3 untersuchten Arten die gleiche. Im Vergleich zu anderen Tierarten liegen Coma- und Letaltemperatur bei den untersuchten Trichopterenarten relativ eng beisammen. So konnte Sandison (1967) bei Schnecken der Gezeitenzone eine Differenz von 10° C zwischen Coma- und Letaltemperatur finden und kam daher zu dem Schluß, daß möglicherweise die Comatemperatur als wesentlicher Zonierungsfaktor auftritt. Daß dies möglich sein könnte, soll auch die nachfolgende Diskussion über Änderungen des Na/K-Verhältnisses in der Haemolymphe durch Einwirkung hoher Temperaturen deutlich machen. Daß Temperatur die chemische Zusammensetzung des Blutes beeinflußt, ist seit langem bekannt (Widmann 1935, Otto 1937, Panikhar 1940, zitiert nach Bowler 1963). Untersuchungen von Steinbach (1954) zeigten eine Störung der Ionenzusammensetzung von intrazellulären Flüssigkeiten durch Einwirkungen extremer Temperaturen an Muskelfibrillen von Fröschen. Eingehendere Untersuchungen von Bowler (1963) an *Astacus pallipes* und Grainger (1969) an *Arianta arbustorum* über die Na- und K-Konzentration im Blut von normalen Tieren und nach eingetretenem Hitzetod zeigten eine signifikante Änderung des Na/K-Verhältnisses, das sich in einer Zunahme von K- und einer Abnahme der Na-Konzentration äußerte. In dem Bereich, der bei den untersuchten Larven zu Coma- bzw. Hitzetod führt, ist eine Veränderung der Membraneigenschaften und, wie die Versuche und ihre Ergebnisse zeigen, ein Zusammenbrechen der Na-Pumpe und dadurch eine Veränderung im internen Ionengleichgewicht der primäre Grund für den Tod der Tiere. Die oben angeführten Autoren bestimmten die K- und Na-Konzentration stets nach dem Tod ihrer jeweiligen Versuchstiere und stellten das endgültige Na/K-Verhältnis fest, doch war dadurch der genaue Zeitpunkt noch nicht geklärt, bei dem exakt erste Änderungen in der Ionenzusammensetzung des Blutes auftreten. Es schien interessant, ob vielleicht bereits lang

vor dem Eintreten des Hitzetodes eine Veränderung sichtbar würde. Die durchgeführten Untersuchungen der Haemolymphe von Trichopterenlarven beschränkten sich daher nicht nur auf die Zeit des Hitzetodes, sondern begannen bei Temperaturen, die unterhalb der des eintretenden Hitzecomas lagen und erstreckten sich bis zum eingetretenen Hitzetod. Dabei konnte exakt bei eintretendem Hitzecoma die erste Veränderung im Na/K-Verhältnis festgestellt werden; diese äußert sich in einem kaum merkbaren Ansteigen des K-Gehaltes und in einem deutlichen Sinken des Na-Gehaltes. Diesem Trend folgend, geht die Änderung im Ionengleichgewicht bis zum Hitzetod der Tiere weiter. Bei eingetretenem Hitzetod ist schließlich ein klarer Anstieg von K und eine Abnahme von Na im Na/K-Verhältnis bei den Larven aller 3 untersuchten Trichopterenarten deutlich geworden, was mit den von BOWLER (1963) und GRAINGER (1969) erhaltenen Ergebnissen übereinstimmt. Die exakt bei der Comatemperatur auftretenden Störungen des Ionengleichgewichts würden die Annahme bestätigen, daß das Versagen der Kationenpumpe eine neuromuskuläre Blockade zur Folge hat, was das Starrwerden der Tiere beim Hitzecoma erklären würde. Ein Andauern dieser neuromuskulären Blockade führt schließlich zum Tod der Tiere, da es vermutlich zu einer unzureichenden Versorgung der Gewebe mit Sauerstoff oder unzureichendem Abtransport von Stoffwechselprodukten kommt; auch das Zusammenwirken beider Faktoren gleichzeitig wäre möglich. Die Comatemperatur dürfte für die ökologische Verbreitung also tatsächlich der weit wesentlichere Temperaturfaktor sein als die eigentliche Letaltemperatur. In der Folge wurde die durch Temperaturerhöhung hervorgerufene erhöhte Wasserabgabe behandelt. Es wird allgemein angenommen, daß es 2 verschiedene Typen des Anstieges des Wasserverlustes bei Temperaturerhöhung gibt: ein allmähliches und ein plötzliches, bei der sogenannten „kritischen" Temperatur. Die bereits 1945 von WIGGLESWORTH & BEAMENT gefundene Tatsache, daß es eine bestimmte „kritische" Temperatur gibt, bei der die Permeabilität der Membranen sprunghaft ansteigt, wird allgemein auf Veränderungen in der Molekülstruktur der Lipidschicht zurückgeführt (WIGGLESWORTH 1948, CHEFURKA & PEPPER 1955, HERBERTH 1965 und OLOFFS & SCUDDER 1965). Ein solches plötzliches Ansteigen bei einer bestimmten Temperatur konnte in diesen Versuchen nicht festgestellt werden, da wir fürs erste keine Messungen in einer Temperaturreihe machten, sondern nur einzelne Temperaturen herausgriffen. Es ist außerdem die Wahrscheinlichkeit, bei Trichopterenlarven diesen Übersprung bei der „kritischen" Temperatur zu finden, sehr

gering, da, wie BEAMENT (1959) zeigen konnte, dieses Phänomen bei wasserlebenden Insektenlarven, denen eine Epicuticula, deren lipidartige Struktur HERBERTH (1965) elektronenoptisch analysieren konnte, fehlt, nicht zu beobachten ist.

In den Austrocknungsversuchen ging es vielmehr um die Frage, ob bei einer Reihe von Austrocknungsversuchen, die stets bei einer tieferen und einer höheren Temperatur und zur Prüfung der bis dahin erhaltenen Ergebnisse auch noch „kreuzweise“ durchgeführt wurden, sich ein adaptationsbedingter Regulationsmechanismus einstellt. Weiters sollte untersucht werden, wie weit die Fähigkeit der Larven der zu untersuchenden 3 Trichopterenarten geht, Trockenheit zu ertragen und ob in der Austrocknungstoleranz signifikante Unterschiede zwischen den 3 Arten auftreten.

Die durchgeführten Untersuchungen ergaben, daß es bei Austrocknungsversuchen von an 11°C adaptierten Tieren bei 11°C, an 24°C adaptierten Tieren bei 24°C und auch bei „kreuzweisen“ Austrocknungsversuchen von kaltadaptierten Larven bei hohen und warmadaptierten Tieren bei tiefen Temperaturen zu Regulationsvorgängen in der Wasserabgabe kommt, die nach PRECHTS (1948) Schema von 5 Adaptationstypen dem Typus 5 entsprechen würden, für den charakteristisch ist, daß der bei warmadaptierten, bei ihrer Adaptationstemperatur ausgetrockneten Tieren gemessene Wert höher liegt als der für die Tiere erhaltene, die bei tiefer Temperatur gehalten und dann bei hoher Temperatur ausgetrocknet wurden. Der Wasserverlust, den die Larven ertragen, ist relativ groß und beträgt als Maximum bei *Agrypnia pagetana* 58% des Anfangsgewichts, die durchschnittliche Toleranzgrenze für die Wasserabgabe liegt bei den untersuchten Larven zwischen 40—50% des Anfangsgewichts. Sie lag am tiefsten bei warmadaptierten und bei hoher Temperatur ausgetrockneten Larven von *Hydropsyche angustipennis*, und zwar bei 40%. HERBERTH (1965) gab bei Austrocknungsversuchen an Larven von *Agriotes* sp. an, daß diese Tiere nach Gewichtsverlusten von 41% noch weiterleben können. Die Toleranzgrenze von wasserlebenden Insektenlarven liegt also etwas höher.

Von vornherein war anzunehmen, daß dem Köcher der Trichopterenlarven in der Natur unter anderem eine große Bedeutung als Austrocknungsschutz zukommt. In den durchgeführten Versuchsreihen mußten die Larven jedoch entköchert werden, da aus den im experimentellen Teil der Arbeit bereits angeführten Gründen Austrocknungsversuche der Larven im Köcher nicht möglich waren. Einzelbeobachtungen zeigten aber, daß eine

Larve außerhalb des Wassers, jedoch bei 100% relativer Luftfeuchtigkeit, nach über einem Tag noch in ihrem Köcher am Leben war.

So kann man zu dem Schluß kommen, daß Trichopterenlarven zwar außerhalb des Wassers überleben können, jedoch nur für kürzere Dauer, solange im Köcher noch ein großer Feuchtigkeitsgehalt gegeben ist. Ein richtiges „Einkapseln" im Köcher durch Verschließen der Öffnungen und auf diese Weise die Schaffung eines gewissen „Trockenstadiums" konnte nicht beobachtet werden.

G. Zusammenfassung

1. Coma- und Letaltemperatur von warm- und kaltadaptierten Larven von *Agrypnia pagetana*, *Limnophilus xanthodes* und *Hydropsyche angustipennis* wurden bestimmt.

2. Bei warmadaptierten Trichopterenlarven steigen sowohl Coma- als auch Letaltemperatur; der Anstieg der Comatemperatur ist deutlicher (3°C) als der der Letaltemperatur (1,5°C).

3. *Hydropsyche angustipennis* als Fließwasserart hat niedrigste Coma- und Letalwerte, *Limnophilus xanthodes* and *Agrypnia pagetana* als Stillwasserformen besitzen größere Hitzeresistenz.

4. Das Na/K-Verhältnis in der Haemolymphe von *Agrypnia pagetana*, *Limnophilus xanthodes* und *Hydropsyche angustipennis* wurde bestimmt.

5. Die Larven besitzen hohe Na- und niedere K-Werte.

6. Bei eintretendem Hitzecoma werden erste Veränderungen im Na/K-Verhältnis sichtbar, der Na-Gehalt sinkt deutlich, im K-Gehalt ist nur ein kaum merkliches Ansteigen zu beobachten.

7. Bis zum Hitzetod steigt der K-Gehalt leicht an, der Na-Gehalt sinkt sehr stark.

8. Messungen nach eingetretenem Hitzetod zeigen eine deutliche Veränderung im Na/K-Verhältnis; die Verhältniswerte sinken bei *Agrypnia pagetana* von 12,75 auf 5,17, bei *Limnophilus xanthodes* von 20,78 auf 6,6 und bei *Hydropsyche angustipennis* von 15,24 auf 4,05.

9. Die Fähigkeit der Larven, Austrocknung zu ertragen, wurde bei relativen Luftfeuchtigkeiten von 100, 92, 76 und 55% und bei 2 verschiedenen Temperaturen untersucht.

10. In der Toleranz gegen Austrocknung konnte zwischen den 3 untersuchten Arten kein Unterschied festgestellt werden.

11. Die stündliche Wasserabgabe nimmt mit steigender Temperatur kontinuierlich zu.

12. In der Wasserabgabe treten bei den einzelnen Temperaturen Regulationsvorgänge nach PRECHTS Adaptationstyp 5 auf.

13. Trichopterenlarven können wahrscheinlich bei sehr hohem Feuchtigkeitsgehalt im Köcher für kurze Zeit außerhalb des Wassers überleben.

Literaturverzeichnis

ABEL, G., 1955: Über die Lichtempfindlichkeit einer entköcherten Trichopterenlarve, Limnophilus flavicornis. — II. Zool. Inst. d. Univ. Wien, Diss. 301.

AHEARN, G. A., 1970: The control of water loss in desert Tenebrionid beetles. — J. Exp. Biol. 53: 573—595.

BEAMENT, J. W. L., 1945: The Cuticular lipoids of Insects. — J. Exp. Biol. 21: 115—131.

— 1959: The waterproofing mechanism of Arthropods. I. The effect of temperature on cuticle permeability in terrestrial Insects and Ticks. — J. Exp. Biol. 36: 391—422.

— 1961: The water relations of Insect cuticle. — Biol. Rev. 36/3: 281—320.

BEAUJOT, J., M. NAOUMOFF & Ch. JEUNIAUX, 1970: Les cations inorganique dans l'hemolymphe larvaire des Insectes Trichoptéres. — Archives Int. de Physiologie et de Biochimie 78: 111—118.

BÈLEHRÁDEK, J., 1935: Temperature and living matter. Berlin. p. 317.

BERTRAND, H., 1954: Les Insectes aquatiques d'Europe. Paul Lechevalier, Paris.

BIELKA, H., 1969: Molekulare Biologie der Zelle. — G. Fischer Verlag, Stuttgart.

BONÉ, G. J., 1945: Le Rapport Sodium-Potassium dans le liquide coelomique des Insectes. — Ann. Soc. R. Zool. Belgique 75: 123—132.

BOWLER, K., 1963a: A Study of the Factors Involved in Acclimatization to Temperature and Death at high Temperatures in Astacus pallipes. — I. Experiments on intact Animals. — J. of Cell. & Comp. Physiol. 62: 119—132.

— 1963b: II. Experiments on the tissue level. — J. Cell. & Comp. Physiol. 62: 133—146.

CHEFURKA, W. und J. H. PEPPER, 1955: On the physical nature of the transition region of insect waxes. — Canad. Ent. 87: 163—171.

CHRISTOPHERSEN, J. und H. PRECHT, 1952: Die Bedeutung des Wassergehalts der Zelle für Temperaturanpassungen. — Biol. Zbl. 72: 104.

DUCHATEAU, Gh., M. FLORKIN und J. LECLERCQU, 1953: Sur la composition inorganique du milieu interieur des invertébrés dulcicole ou terrestres. — Arch. Int. Physiol. Biochim. 61: 518—549.

FLORKIN, M. et Ch. JEUNIAUX, 1964: Haemolymphe composition. In: The Physiology of Insecta III, ed M. Rockstein, Academic press, New York-London, p. 109—152.

FLOREY, E., 1970: Lehrbuch der Tierphysiologie. — Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

FRAENKEL, G. und G. & B. HERFORD, 1940: The physiological action of abnormally high temperatures on poikilothermic animals. — J. Exp. Biol. 17: 368—395.

FRAENKEL, G. und H. S. HOPF, 1940: The physiological action of abnormally high temperatures on poikilothermic animals. Temperature adaptation and the degree of saturation of the phosphatides. — Biochemic. J. 34: 1085—1091.

FRY, F. E. J., 1947: Theory of temperature adaptation. — Publ. Ontario Fish. Res. Lab. 68: 1—62.

GRAINGER, J. N. R., 1969: Heat death in Arianta arbustorum. — Comp. Biochem. Physiol. 29: 665—670.

HECKMANN, K. und E. HEINZ, 1969: Biologische Membranen. — In: Molekularbiologie, Umschau Verlag, Frankfurt/Main, 3. Auflage.

HERBERTH G., 1965: Ein Beitrag zur Kenntnis der Osmoregulation bei Bodentieren. — II. Zool. Inst. d. Univ. Wien, Diss. 378.

KRAWANY, H.: Trichopterenstudien im Gebiete der Lunzer Seen:
— 1930: Intern. Rev. Hydrobiol. Hydrogr. 23: 417—427.
— 1932: Intern. Rev. Hydrobiol. Hydrogr. 26: 388—396.
— 1933: Intern. Rev. Hydrobiol. Hydrogr. 29: 237—247.
— 1935: Intern. Rev. Hydrobiol. Hydrogr. 32: 241—264.
— 1937: Intern. Rev. Hydrobiol. Hydrogr. 35: 318—327.

MAYER, A. G., 1914: The effects of temperature on tropical marine animals. — Pap. Tortugas Lab. 6: 641—659.

MEAD-BRIGGS, A. R., 1956: The effect of temperature upon the permeability to water of arthropod cuticle. — J. Exp. Biol. 33/4: 737—749.

MÜLLER, P., 1964: Recent progress in surface science. — Acad. Press, New York, p. 379.

NAOUMOFF, M. und Ch. JEUNIAUX, 1970: Modifications de la Composante cationique inorganique de l'Hemolymphe au cours du dèveloppement et des métamorphoses de quelques Lepidopteres. — Archives Int. de Physiol. et Biochim. 78: 357—365.

OLOFFS, P. C. und G. G. E. SCUDDER, 1965: The "Transition" phenomenon in relation to penetration of water through cuticle of an insect, Cenocorixa expleta. — Canadian J. of Zoology, Vol. 44: 621—630.

PRECHT, H., 1948: Die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen. — Verh. Dtsch. Zool. Kiel, p. 376.

PRECHT, H., J. CHRISTOPHERSEN & H. HENSEL, 1955: Temperatur und Leben. — Springer Verlag, Heidelberg.

PROSSER, C. L. und F. A. BROWN jr., 1962: Comparative Animal Physiology. 2. Aufl., Philadelphia-London.

SANDISON, E. E., 1967: Respiratory response to temperature and temperature tolerance of some intertidal gastropods. — J. Exp. mar. Biol. Ecol. 1: 271—291.

STEINBACH, H. B., 1954: Active Transport and Secretion. — Symposia Soc. Exptl. Biol. 8: 438—452.

SUKHANOVA, K. M., 1965: Dependence of temperature adaptations of some unicellular organisms on feeding conditions. — Acta Protozoologica III/14: 153—163.

Sutcliffe, D. W., 1962: Studies on salt and water balance in caddis larvae. — J. Exp. Biol. 39: 325—343.

— 1963: The chemical composition of haemolymph in Insects and some other Arthropods in relation to their phylogeny. — Comp. Bich. Physiol. 9: 121—135.

Tobias, J. M., 1948a: Potassium, sodium and water interchange in irritable tissues and haemolymphe of an omnivorous insect, Periplaneta americana. — J. Cell. & Comp. Physiol. 31/2: 125—142.

— 1948b: The high potassium and low sodium in the body fluid and tissues of a phytophagous insect, the silkworm Bombyx mori and the change before pupation. — J. Cell. & Comp. Physiol. 31/2: 143—148.

Ushakov, B., 1964: Thermostability of cells and proteins of poikilotherms and its significance in specification. — Physiol. Rev. 44: 518—560.

Walshe, B. M., 1948: The Oxygen Requirements and thermal resistance of Chironomide Larvae from flowing and from still waters. — J. Exp. Biol. 25: 35—45.

Wang Jui, H., 1971: Wirksamkeit von Pyrophosphatbindungen beim aktiven Transport von Na-Ionen durch biologische Membranen. — Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. 67: p. 59 (1970), aus: Beilage zu Nachr. Chem. Techn. 19, Nr. 1.

Weber, E., 1967: Grundriß der biologischen Statistik. 6. Aufl., VEB-G. Fischer, Jena.

Wesenberg-Lund, C., 1943: Biologie der Süßwasserinsekten. — Verlag J. Springer, Berlin-Wien, p. 150—221.

Whitney, R. J., 1939: The thermal resistance of mayfly nymphs from ponds and streams. — J. Exp. Biol. 16: 374—385.

Wigglesworth, V. B., 1945: Transpiration through the cuticle of insects. — J. Exp. Biol. 21: 115—131.

— 1948: The insect epicuticle. — 8. Int. Congr. Ent., p. 307—308.

Winston, P. W. und D. H. Bates, 1960: Saturated solutions for the control of humidity in biological research. — Ecology 41/1: 232—237.